Über unverholzte Elemente in der innersten Xylemzone der Dicotyledonen

von

Dr. Rudolf Raimann.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 2 Tafeln.)

Nach der gewöhnlichen Ansicht werden die Elemente des Xylems, welche das Holz der nach normalem dikotylen Typus gebauten oberirdischen[1] Stammtheile zusammensetzen, sämmtlich für verholzt angenommen und gelten jene Fälle, wo sich unverholzte Elemente im Xyleme finden, als Anomalien.[2]

Es schien mir daher auch auffällig, als ich gelegentlich der Vorstudien zur Frage der secundären Veränderungen ausser der Zuwachszone,[3] bei der vergleichenden Betrachtung verschiedenalteriger Internodien eines *Aesculus*-Zweiges bezüglich der histologischen Verhältnisse ihres Markes und der innersten Xylemzone die Beobachtung machte, dass an der Innenseite des Xylems zwischen den Erstlingsgefässen der Blattspurstränge und der Markscheide Gruppen zartwandiger, cambiformer Elemente sich finden, welche in vielen Fällen lange noch, nachdem die sie umgebenden Elemente des Markes und Xylems verholzt sind, unverholzt bleiben, so dass man bei Behandlung

---

[1] Im Holze von Wurzeln finden sich häufiger unverholzte Gewebegruppen; vgl. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877, S. 533.

[2] Vgl. Hans Solereder; Über den systematischen Wert der Holzstructur bei den Dicotyledonen, Inaugural-Dissertation, München, 1885, S. 26, und de Bary, a. a. O. S. 513.

[3] Vgl. de Bary, a. a. O. S. 548, Cap. XV.

von Querschnitten mit Wiesner's Holzstoffreagens (Phloroglucin und Salzsäure)[1] ein sehr auffälliges Bild erhält, ein Bild, welches zunächst an jenes erinnert, das bicollateral gebaute Hölzer bieten.

Es lag mir daher nahe, auch die unverholzten Gewebegruppen bei *Aesculus* als inneren Weichbast anzusprechen, zumal da ich dieselbe Erscheinung zunächst bei der Mehrzahl der Sapindeen, die ich diesbezüglich zu untersuchen Gelegenheit hatte, beobachten konnte. Allein die für Weichbast characteristischen Elemente, die Siebröhren, vermochte ich in diesen intraxylären Gewebegruppen nicht zu beobachten. Da nun keine andere Deutung dieser unverholzten Elemente näher lag, neigte ich der Ansicht zu, sie als Rudimente eines inneren Weichbastes aufzufassen, welcher Ansicht schon mehrfach bei ähnlichen Beobachtungen Ausdruck gegeben wurde. So spricht in seiner vergleichenden Rindenanatomie Jul. Vesque[2] bei den Borragineen von einem „liber mou rudimentaire", ähnlich Petersen[3] bei Halorrhagidaceen und der den Cucurbitaceen nahe stehenden *Alsomitra sarcophylla*. Am entschiedensten aber hat Ferd. Pax[4] in seiner Arbeit über die Euphorbiaceen diese Ansicht ausgesprochen, wogegen zunächst Solereder[5] einwendet, dass „dünnwandiges Gewebe — ob es auch unverholzt, ist nicht ausgesprochen — nicht allein zwischen den Spiraltracheen, sondern auch innen von diesen bei sehr vielen dicotylen Hölzern auftrete". Daran knüpft sich eine Bemerkung in den Ergänzungen zur Monographie der Gattung *Serjania* von Radlkofer,[6] welcher die Gattung *Serjania* auf markständiges Bastgewebe untersuchte,

---

[1] Jul. Wiesner, „Das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper auf verholzte Zellmembranen," Sitzgb. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, m. n. Cl. LXXVII, 1878.

[2] Jul. Vesque, Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce, 1875, Ann. sc. nat. 6. ser. tom. II, pag. 144.

[3] O. G. Petersen, „Über das Auftreten bicollateraler Gefässbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik, in Engler's; bot. Jahrb. III, Bd. 1882.

[4] Ferd. Pax, Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben; in Engler's bot. Jahrb., V. Bd., 1884.

[5] Solereder, A. a. O., S. 30—31.

[6] Radlkofer, Ergänzungen zur Monographie der Sapindaceengattung *Serjania*, München, 1886, S. 16.

da Nägeli[1] in der Figurenerklärung zur Taf. VI, Fig. 16, in seiner Arbeit über die Sapindaceen von einer markständigen Siebröhre spricht. Radlkofer konnte bei *Serjania* zwar zartwandiges, markständiges Gewebe beobachten, aber keine Siebröhren, und er lässt es dahingestellt, ob solche Gruppen dünnwandigen Gewebes als Rudimente markständigen Bastgewebes aufgefasst werden dürfen.

Diese Umstände veranlassten mich, die Erscheinung näher zu verfolgen und zu versuchen, durch eine vergleichende Betrachtung der Verhältnisse, welche sich bei *Aesculus* darbieten, mit jenen, welche typisch bicollateral gebaute Hölzer aufweisen, die Frage über sogenannten reducirten inneren Weichbast ihrer Entscheidung näher zu rücken.

Ich will nun im Folgenden zunächst die Erscheinung selbst genauer beschreiben, ihre Entstehung, verschiedene Ausbildung und Verbreitung verfolgen, sodann in einem zweiten Theile dieser Arbeit die Erscheinung in Vergleich ziehen mit typisch bicollateralem Holzbau, um das Für und Wider der Frage abzuwägen.

Vor allem aber sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. Jul. Wiesner und Herrn Hofrath Dr. A. Kerner v. Marilaun für die vielseitige Anregung, Belehrung und Unterstützung, welche sie mir bei dieser meiner Arbeit zu Theil werden liessen, meinen innigsten Dank auszusprechen.

Von der Beobachtung bei *Aesculus* ausgehend, habe ich aus den verschiedensten Familien Hölzer von nach normalen dicotylen Typen gebauten, oberirdischen Stammtheilen, auf welche allein meine Untersuchungen sich zunächst erstrecken, mit Rücksicht auf das Vorkommen jener unverholzten Elemente an der Innengrenze des Xylems geprüft, aber anfänglich nur in wenigen Fällen die Erscheinung so ausgeprägt gefunden wie bei *Aesculus*.

In der Familie der Sapindaceen, nach der Umgrenzung von Bentham-Hooker *Genera plantarum*, zeigten fast alle Sapindeen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte (auch die mit anormalem Holzbau), sowie die Staphyleaceen und Meliantheen deutlich unverholzte intraxyläre Gewebegruppen,

[1] Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1858, S. 70.

ebenso fand ich sie, wenngleich weniger deutlich, im Holze von *Salix*- und *Prunus*-Arten, sowie bei einzelnen Papilionaceen, wie *Cytisus Laburnum*, *Virgilia lutea*, *Caragana arborescens*. In den meisten übrigen Fällen aber waren sie nicht ohne besondere Aufmerksamkeit und nur unter Berücksichtigung verschiedener Umstände wahrnehmbar, so dass ich nach den ersten zur Orientirung über die Verbreitung der Erscheinung unternommenen Untersuchungen der Vermuthung Raum gab, dem Auftreten deutlicher, unverholzter intraxylärer Gewebegruppen bei den Sapindaceen systematischen Werth beimessen zu können; allein nach zahlreichen, eingehenderen, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen musste ich zur Überzeugung kommen, dass genannte Gewebegruppen sehr verbreitet, vielleicht bei allen Hölzern sich finden. Über die Verbreitung derselben lässt sich aber nicht berichten ohne gleichzeitige Berücksichtigung ihrer Entstehung, Entwickelung und verschiedenartigen Ausbildung.

Dass die Erscheinung bisher keine besondere Berücksichtigung erfahren hat, dürfte wohl zum grossen Theil darauf zurückzuführen sein, dass man nur selten bei xylotomischen Untersuchungen Holzstoffreactionen angewendet, ohne welche jene Elemente nicht leicht auffällig erscheinen, da, wie schon Solereder erwähnt, dünnwandiges Gewebe in der Umgebung der Spiraltracheen bei sehr vielen dicotylen Hölzern sich findet. Über solches dünnwandiges Gewebe finden sich auch, abgesehen von den bereits erwähnten Mittheilungen, mehrfach zerstreute Angaben; es wird im Allgemeinen beschrieben als „Cambiform", gebildet aus zartwandigen, langgestreckten Zellen mit geraden oder schiefen Querwänden, ohne besondere Angabe, ob die Wände verholzt sind oder nicht.[1] Ein entwickelungsgeschichtlicher

[1] Vgl. J. E. Weiss; Das markständige Gefässbündelsystem einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. Bot. Centralbl. 1883, XV. S. 404. Joh. Hanstein; Über den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1858, I. S. 262. Herm. Vöchting; Der Bau und die Entwickelung des Stammes der Melastomeen, in Hansteins' bot. Abhdlg., 1875, III, S. 6. Regnault; Recherches sur l'anatomie de quelques tiges de Cyclospermées Ann. de sc. nat. 4. ser. tom. XIV, 1860, p. 105, 150. Vgl. auch de Bary, a. a. O. Fig. 152, 153, 154, u. a. m., in welchen deutlich zwischen dem Protoxylem zarte Elemente gezeichnet sind.

Vergleich lehrt, dass dieses dünnwandige Gewebe seiner Entstehung und Lage nach genau den von mir bei den Sapindeen beobachteten unverholzten, intraxylären Gewebegruppen entspricht, und ich stehe nicht an, beide gleichzustellen, zumal da letztere, wie ich später näher beschreiben werde, bei fortschreitender Ausbildung des Holzes in Verholzung übergehen können.[1]

Unter Berücksichtigung dieser Umstände dürfte der Ausspruch gerechtfertigt erscheinen, dass jene Gewebegruppen bei dicotylen Hölzern allgemein auftreten, jedoch in den mannigfaltigsten Abstufungen der Ausbildung.

Während ich z. B. an einem Aesculuszweige bis zum elfjährigen Internodium die Elemente noch unverholzt gefunden habe, zeigten sie sich an anderen Zweigen desselben Baumes schon in viel jüngeren Internodien verholzt. Aber nicht nur verschiedene Internodien weichen hierin von einander so sehr ab; es ist auch sehr von Belang, aus welchem Theile eines Internodiums die zu untersuchenden Querschnitte stammen; denn in dem einen Falle bleiben die Elemente durch den Verlauf eines ganzen, oft auch mehrerer Internodien, unabhängig von deren Längenentwickelung unverholzt, indess sie in anderen Fällen schon kurz unter dem Eintritte des Spurstranges aus dem Blatte in das Internodium in Verholzung übergehen.

Die grössere oder geringere Deutlichkeit der Erscheinung ist ferner auch sehr davon abhängig, wie der ganze Holzkörper gebaut, wie das Mark ausgebildet ist, ob es verholzt oder unverholzt, ob es durch eine Scheide an das Xylem angepasst ist oder ob seine Elemente allmählich in die des Xylems übergehen. Selbstverständlich hat auch die von der Anzahl der Elemente bedingte Ausdehnung der unverholzten intraxylären Gewebegruppen einen verschiedenen Einfluss auf deren Auffälligkeit.

Aus der verschiedenen Combination der angedeuteten Umstände ergibt sich deutlich, welche Mannigfaltigkeit die Erscheinung bieten kann. Es dünkt mich daher am zweckmässigsten, aus der Zahl der untersuchten Fälle einzelne Beispiele, welche sich gleichsam als Typen abstrahiren lassen, herauszunehmen, sie genauer zu beschreiben und entwickelungsgeschichtlich zu verfolgen.

[1] Vgl. auch J. Vesque, a. a. O., S. 144. Anmerkung.

Als solche Typen möchte ich bezeichnen: *Aesculus, Tilia, Aristolochia Sipho* und *Fagus.*

Aesculus.

Zum Verständnis der Erscheinung ist es nothwendig, die Blattspurstränge ihrem ganzen Verlauf nach rücksichtlich ihrer Anlage und Ausbildung, ihrem Zusammentreten zum Bündelringe zu verfolgen, somit die Gesammtentwickelung eines Sprosses zu untersuchen.

Da bei *Aesculus,* gleichwie bei den meisten Bäumen mit bedeckten Knospen, das untere Ende eines Jahrestriebes durch die Narben der Knospenschuppen, welche selbst an älteren Zweigen noch deutlich wahrzunehmen sind, gekennzeichnet wird, so lässt sich an einem *Aesculus*-Zweige schon äusserlich leicht das Alter der einzelnen Jahrestriebe bestimmen; dieselben tragen gewöhnlich vier decussirte Blattpaare, doch sind in der Regel nur zwischen den beiden ältesten Blattpaaren und dem unteren Jahresknoten deutliche Internodien ausgebildet.

Jeder Jahrestrieb bildet morphologisch, aber auch anatomisch ein in sich geschlossenes Ganze, indem die Spurstränge eines Jahrestriebes sich nicht in den nächst älteren durch den Jahresknoten fortsetzen.

Aus den Blattbasen der einzelnen Blätter treten je nach deren Grössenentwickelung drei bis sieben Spurstränge in den Stamm; dieselben verlaufen nur kurze Zeit ungetheilt durch das zugehörige Internodium, denn noch über dem Knoten des nächst älteren Blattpaares spalten sie sich, wie nach oben bei der Abzweigung in die Blätter, in zwei bis drei Bündel, welche nun durch den Rest des eigenen Internodiums getrennt verlaufen und sich im tieferen mit den Strängen des diesem angehörigen Blattpaares verschränken. Querschnitte durch die obere Hälfte eines Internodiums lassen daher in symmetrischer Anordnung 6—14 Partien erkennen, welche durch ihre Lage, sowie dadurch, dass sie reichlich Erstlingsgefässe führen, sich als Blattspuren des nächst höheren Blattes verrathen. Zwischen diesen Gruppen liegen je zwei bis vier ähnlich gebaute, jedoch mit weniger Erstlingsgefässen versehene schmälere Xylemtheile, welche den

Spaltungsästen der Spurstränge des zweit höheren, decussirten Blattpaares angehören.

Diese Xylemtheile, welche nach Sanio[1] als Bündel- oder Fascicularholz zu bezeichnen sind, nehmen infolge ihrer grossen Zahl und Ausdehnung fast den ganzen Holzring ein; primäre grosse Markstrahlen, die als Grundgewebestrahlen sich von dem Stranggewebe abheben würden,[2] finden sich bei *Aesculus* nicht, vielmehr ist der ganze Xylemring durch zahlreiche einreihige — sofern sie von der innersten Xylemzone ausgehen — primäre[3] Markstrahlen, welche aber nicht aus Grundgewebe hervorgehen, zertheilt.

Ein Interfascicularholz im Sinne Sanios tritt nur als „Scheidegewebe"[4] in der innersten Xylemzone deutlicher hervor, denn in der Mittelzone des (einjährigen) Xylemringes besteht eine seitliche Abgrenzung von Fascicular- und Interfascicularholz nicht, da beide Theile aus gleichartigen Holzelementen zusammengesetzt unmerklich in einander übergehen. Die Unterscheidung des Fascicularholzes ist nur an der innersten Xylemzone durchführbar, theils indem es allein Erstlingsgefässe führt, theils sofern seine Elemente oft ihrer Entstehung zufolge in gegen das Mark zu convergirende Radialreihen geordnet sind und dadurch die Spurstränge ähnlich wie nach aussen in der Rinde kuppenförmig gegen das Stamminnere vorragen, doch bilden sie keine typische Markkrone, indem auch das Interfascicularholz gleich tief in das Mark dringt.

Die Eigenheiten der innersten Xylemzone hängen wesentlich mit der Beschaffenheit des Markes zusammen, wesshalb ich zunächst dieses betrachten will.

Das Mark von *Aesculus* ist im ausgebildeten Zustande homogen, luftführend und verholzt, an der Peripherie als

---

[1] C. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Ztg. 1863, S. 373.

[2] Vgl. J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., S. 561; resp. Göbel, Grundzüge d. Systematik, 1882, S. 525.

[3] Vgl. „primäre Fascicularstrahlen" und „Adventivstrahlen" Sanio's a. a. O.

[4] Sanio, a. a. O. S. 372.

„Markscheide“ im Sinne Wiesner's[1] dem Xyleme angepasst, indem die polyedrisch-isodiametrischen, verhältnismässig dünnwandigen Zellen der Mitte allmählich in kleinere, derbwandig verholzte Elemente übergehen, welche in tangentaler und longitudinaler Richtung mehr gestreckt sind als in radialer und so in einem mehrreihigen Mantel das Markinnere umgeben; auch bleiben die Zellen dieses Mantels lebend und führen zu bestimmten Zeiten Stärke.

Diese „Markscheide“ vermittelt den Übergang zwischen Mark und Xylem. Nur wo dieselbe an Interfascicularholz stösst, lässt sich eine Grenze des Xylems festsetzen, indem die Elemente des Zwischenholzes, welches in der innersten Zone, in den typischen Fällen wenigstens, aus radial gereihten Holzfasern, Libriform,[2] besteht, sich deutlich durch ihre Gestalt, Grösse und Anordnung von jenen der Markscheide abheben. Wo aber Markscheide und Fascicularholz zusammentreffen, lässt sich eine Xylemgrenze nicht angeben, denn hier gehen die Elemente der Markscheide ganz allmählich in die Holzparenchym- und Faserzellen über, welche in halbmondförmigen Gruppen die Spurstränge an der Innenseite bekleiden, aber auch radiär zwischen die Erstlingsgefässe (Protoxylem Russow's) vordringen. Das Protoxylem bildet eben nicht eine in sich abgeschlossene Gewebegruppe, vielmehr finden sich die ersten Spiral- und Ringgefässe mehr minder in getrennte radiale Reihen mit von innen nach aussen zunehmenden Lumen der Gefässe geordnet, lose in das umgebende Gewebe eingebettet; dieses zwischen den Erstlingsgefässen und der Markscheide liegende Gewebe bietet nun jene eingangs erwähnte Besonderheit, dass es unverholzt ist, was bei der Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure so deutlich in Erscheinung tritt, dass man schon mit freiem Auge an den den Blattspuren des nächst höheren Blattpaares entsprechenden Stellen eines Querschnittes meist zehn bis vierzehn helle, farblose Flecke inmitten des sonst gänzlich verholzten und darum roth gefärbten Querschnittes erblickt.

---

[1] Jul. Wiesner; Elemente der wissenschaftlichen Botanik, 2. Aufl., I. Bd., S. 117.

[2] Vgl. de Bary, a. a. O., S. 496 und Sanio, Vergleichende Untersuchung über die Elementarorgane des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863, S. 86.

Die schmäleren Gruppen von Fascicularholz, welche, wie geschildert den Spaltungsästen der Spuren höherer Blattpaare angehören, besitzen nur einzelne Erstlingsgefässe, welche gewöhnlich nicht von unverholzten Gewebegruppen umgeben erscheinen, wohl aber von zartwandigeren, schwach verholzten Faserzellen, welche sich von den Elementen der unverholzten Gruppen nur durch die Beschaffenheit ihrer Membranen unterscheiden und wohl einen späteren Entwickelungszustand dieser darstellen, denn bei Verfolgung der unverholzten Gewebegruppen eines Stranges durch eine Reihe successiver Schnitte lässt sich öfter leicht beobachten, dass ihre Elemente das Streben haben in Verholzung überzugehen und dass dieser Vorgang bei den an die Markscheide unmittelbar grenzenden Elementen zunächst statt hat.

Die unverholzten Elemente gehören ohne Zweifel dem Xyleme an und zwar seiner am frühesten angelegten und zuerst ausgebildeten Zone, und doch bleiben sie viel länger als weit später angelegte Theile, vielleicht zeitlebens, auf unfertiger Entwickelungsstufe stehen; es erscheint daher nicht ungereimt, sie für ein reducirtes oder rudimentäres Gewebe anzusprechen, ersteres sofern sie als Überbleibsel eines schwindenden, letzteres sofern sie als Vorläufer eines sich erst ausbildenden Organes aufzufassen wären. Ob nun dieses Organ, wie man nach den bisherigen Kenntnissen wohl anzunehmen geneigt ist, als innerer Weichbast anzusprechen sei, das vermag ich vorläufig nicht zu entscheiden; Siebröhren finden sich in den unverholzten Gewebegruppen von *Aesculus* nicht, die Elemente, welche sie zusammensetzen, sind langgestreckt, englumig, mit geraden oder schiefen Querwänden versehen, besitzen zarte, stark lichtbrechende Wandungen und reichlichen protoplasmatischen Inhalt, kurz sie sind, wie sie Jul. Vesque bei den Borragineen beschreibt, nichts anderes als „du procambium passé à l'état permanent sans changer de nature“,[1] man darf sie daher, solange sie diese Eigenschaften besitzen, mit demselben Namen, Cambiform, benennen, welchen Nägeli dem zweit wesentlichsten Bestandtheile des Weichbastes beigelegt hat.

---

[1] Jul. Vesque, Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce, Ann. sc. nat. 6. ser., t. II, pag. 144.

In den Fällen, wo diese intraxylären, cambiformen Elemente — das „intraxyläre Cambiform", wie ich sie künftig kurz benennen will — sich, wie oben angegeben, noch weiter entwickeln, ändert sich nur die Beschaffenheit ihrer Membranen, welche sich verdicken und verholzen, ihre Gestalt, Grösse und Zellnatur bleiben erhalten, sie werden sonach zu langgestreckten Holzparenchymzellen, Faserzellen im Sinne De Bary's.

Ob nun diese Umwandelung immer statt hat und wann sie eintritt, darüber lässt sich wohl kaum ein allgemeines Urtheil fällen, ich kann nur angeben, dass ich in einem Falle noch bis zum eilfjährigen Internodium (das älteste, welches ich untersucht habe) intraxyläres Cambiform fand, hingegen in einem anderen Falle schon im einjährigen Internodium Verholzung eingetreten war.

Diese grosse Veränderlichkeit der Erscheinung sowie damit verbundene Abweichungen von der oben etwas schematisirten Schilderung der Verhältnisse dürften bei Betrachtung der Entwickelungsgeschichte erklärlich werden, auf welche ich auch desshalb näher eingehen möchte, da die Anlage und Ausbildung des Xylems von *Aesculus* in jener Art und Weise erfolgt, wie sie zuerst von Sanio festgestellt, von Russow, Schmitz und Vöchting[1] wieder beobachtet und bestätigt worden, aber bisher noch nicht allgemein Anerkennung gefunden hat, ein Umstand, der wohl nicht zum geringsten Theil darauf zurückzuführen sein dürfte, dass de Bary[2] der Terminologie, welche Sanio auf Grund seiner Untersuchungen aufstellte, die practische Durchführbarkeit abspricht, ohne zu berücksichtigen, dass sie durch die thatsächlichen Verhältnisse gefordert werde und es nicht angehe, den Bau des Holzes gerade der meisten unserer Bäume unter jenes Schema zu zwängen, welches hergenommen von dem

---

[1] Sanio, Bot. Ztg. 1863, S. 357, ff. Schmitz, Beobachtungen über die Entwickelung der Sprossspitze der Phanerogamen, I. Habilitationsschrift, Halle 1874. H. Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen in Jahrbücher f. wiss. Botanik herausgeg. von Pringsheim, Bd. IX., S. 434, ff. und Der Bau und die Entwickelung des Stammes der Melastomeen, in Botanischen Abhandlungen auf dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von Hanstein, Bd. III., S. 30.

[2] A. a. O., S. 473.

Baue krautiger dicotyler Pflanzen in den meisten Lehrbüchern allein als Typus dicotyler Hölzer überliefert wird.

Auf eine zusammenfassende Schilderung dieser Verhältnisse kann ich hier nicht eingehen, behalte mir dieselbe jedoch für eine spätere Gelegenheit vor und verweise indess auf die obgenannten Arbeiten. In Folgendem will ich mich nur, sofern es zur Erleichterung der Schilderung zweckmässig erscheint, der in den erwähnten Arbeiten aufgestellten Terminologie bedienen.

Bei der entwickelungsgeschichtlichen Betrachtung eines Gewebes hat man im allgemeinen zwei Momente zu berücksichtigen, 1. die Anlage der Elemente und 2. ihre Ausbildung. Ich wende mich zu dem ersten Punkte.

In dem sehr flachen Vegetationskegel des Stammes von *Aesculus* erscheint das Urmeristem deutlich differenzirt. An einem Querschnitte beobachtet man in der Mitte polyedrisch-isodiametrische Zellen, mit dicht an einander gefügten allseitswendigen Wänden; diese Zellen gehen nach aussen zu allmählich in englumigere, vorwiegend vierseitige Elemente über, welche eine mehr oder minder deutliche Anordnung in radiale und tangentale Reihen zeigen, wodurch der centrale Theil von mehreren Zellreihen umgeben erscheint. Im Längsschnitte erblickt man den centralen Kegel, umhüllt von Mantelschichten, deren Elemente in Vergleich zu jenen der Mitte kleiner und mehr längsgestreckt erscheinen, doch wird dieser Unterschied im Grunde nur in Folge der regelmässigen Anordnung der peripheren Elemente bemerklich. Der centrale Theil stellt das „Urmark", die Mantelschichten die „Aussenschicht" Sanio's dar.

Bei der Ausbildung der ersten Blattanlagen erfolgt an zwei diametral gegenüberliegenden Punkten in den mittleren Reihen der Aussenschicht eine reichlichere Zellbildung durch allseitswendige Längstheilungen, wodurch die daraus hervorgehenden Elemente wirbelartige, elliptische Gruppen bilden und die radialen Reihen der Aussenschicht gestört werden; in gleicher Weise bilden sich bei fortschreitender Entwickelung noch weitere (4—12) symmetrisch geordnete Zellbildungsherde in der Mittelzone der Aussenschicht aus.

Indess hat auch eine zweite Differenzirung in dem Gewebe der Aussenschicht stattgefunden, indem die äusseren unmittelbar

auf das Dermatogen, die äusserste Mantelschicht, folgenden Zelllagen sich in Rindenparenchym umwandelten. Nur eine Mittelzone der Aussenschicht bleibt dadurch charakterisirt, dass ihre Elemente in die Länge sich strecken und nur oder vorwiegend durch Längstheilungen sich vermehren, hingegen die der äusseren Lagen auch reichlich Quertheilungen erfahren und gleich den Zellen des Urmarkes allseitig gleichmässig wachsen. Auch die inneren Schichten bilden eine Übergangszone, indem die Quertheilungen von innen nach aussen ab-, die Längstheilungen zunehmen, wodurch das Mark einen Zuwachs an parenchymatischen Elementen erfährt, welche allmälig durch mehr minder langgestreckte Zellen an die der Mittelzone sich anschliessen. Diese Mittelzone, in welcher die oben geschilderten Zellbildungsherde, die Initialen der Blattspurstränge oder „Cambiumbündel" Sanio's, sich entwickeln, stellt den „Verdickungsring" Sanio's dar.

Den geschilderten Verhältnissen gemäss erblickt man an einem Querschnitte durch einen *Aesculus*-Spross in der Höhe des jüngst entwickelten Blattpaares einen Ring dichtgefügter, radial ineinandergreifender cambialer Elemente, welche einerseits in das Parenchym des Markes, wie andererseits in das der Rinde ganz allmählig übergehen. In dem cambialen Ringe („Verdickungsring") befinden sich die Initialen der Blattspurstränge („Cambiumbündel"), doch unterscheiden sich deren Elemente ursprünglich nicht von den cambialen Zellen, in welche sie eingebettet sind, nur ihre wirbelartige Gruppirung, welche von der Entstehung aus einer oder mehreren, in der Mitte gelegenen, durch allseitswendige Längstheilungen sich vermehrenden Zellen abhängig ist, macht sie bemerkbar. Diese schwache Abgrenzung der Initialen gegen das umgebende Cambium verliert sich bei fortschreitendem Dickenwachsthum noch mehr, denn, indem dieses von einer durch die Mitte der Initialen gehenden Zone des gesammten Verdickungsringes vorwiegend ausgeht, ordnen sich auch die Elemente der Initialen wieder in radiale Reihen und nur in ihren von einander rückenden Enden bleibt die ihrer Entstehung entsprechende Anordnung mehr minder erhalten, wodurch diese Theile kuppenförmig gegen Mark und Rinde vorragen.

Verfolgt man durch eine Reihe successiver Querschnitte die Anlage der Gewebe, so ersieht man, dass dieselbe im Längsverlaufe nicht gleichartig erfolgt; denn abgesehen davon, dass die Spurinitialen nicht dem ganzenVerlauf nach gleichzeitig angelegt werden, findet in einer gewissen Entfernung von dem Blattursprunge die Differenzirung des Verdickungsringes durch Ausbildung von Spurinitialen überhaupt nicht mehr statt, so dass deren Elemente, gleich wie sie in tangentaler Richtung in jene des Verdickungsringes (Zwischengewebe Sanio's) übergehen, so auch im Längsverlauf allmählig sich verlieren. Während in den jüngsten Theilen an bestimmten Punkten besondere Zellbildungsherde sich bilden, welche in tieferem Verlaufe bei tangentalem Wachsthum des Verdickungsringes in mehrere (2—3) Bildungsherde übergehen, wodurch die Spaltungsäste der Spurstränge entstehen, findet in noch tieferen Theilen in den Abschnitten des Verdickungsringes, welche nicht von den Spurinitialen älterer Blätter eingenommen werden, das ist in dem „Zwischengewebe" Sanio's, gleichmässig Zellvermehrung statt. Demgemäss erblickt man an einem Querschnitt aus der Höhe des Ursprunges des zweit- oder drittältesten Blattpaares in dem Verdickungsringe zwischen den schon weiter ausgebildeten älteren Spurinitialen des nächsten Blattpaares 2—4 kleinere, den Spaltungen der Spuren höherer Blattpaare entsprechende, jüngere Initialen („Bündelgewebe"), die untereinander und mit den ersteren durch das „Zwischengewebe" des Verdickungsringes verschmolzen sind und daher vor der Ausbildung der Holzelemente nur durch die kuppenförmig vorspringenden Enden erkenntlich werden, an Querschnitten aber aus den untersten Theilen desselben Internodiums oder aus dem nächst tieferen, wo indess die Spurstränge sich gespalten haben, überhaupt nicht mehr als Spurinitialen differenzirt erscheinen, so dass zwischen den Zellgruppen der Spurstränge mehr minder reichlich „Zwischengewebe" verbleibt. In jenem Theile eines Sprosses, wo ein Jahresknoten sich befindet, über welchen die Spurstränge der Blätter des jüngeren Jahrestriebes nicht hinausgehen und neue nicht hinzukommen, da die, Stränge der Knospenschuppen in der Regel sehr reducirt sind, besteht nur ein gleichartiger Verdickungsring ohne Spurinitialen also gleichsam nur ein Ring von „Zwischengewebe".

Damit wäre im Wesentlichen die Anlage der Elemente des nachträglichen Holzes angedeutet, und ich wende mich nun zum zweiten Punkte, zur Ausbildung der angelegten Elemente, dem Übergang in den fertigen Zustand, das ist bei den markwärts gelegenen Theilen des Verdickungsringes, welche die Anlage des Xylems darstellen, die Ausbildung der Holzelemente, welche sich an der Verholzung am leichtesten verfolgen lässt.

Die ersten verholzten Elemente, welche auftreten, sind die engen, spiral- und ringfaserigen Erstlingsgefässe, dieselben gehen aus einzelnen cambialen Elementen jenes Theiles der Spurinitialen hervor, welcher kuppenförmig markwärts vorragt, jedoch entstehen sie nicht in den äussersten Lagen, sondern mehr gegen die Mitte der Initialen zu, wo deren Elemente wieder radial geordnet sind. In verschiedenen, getrennten Radialreihen beginnend, entwickeln sich die Erstlingsgefässe successive, von innen nach aussen gewöhnlich an Lumen zunehmend, in centrifugaler Richtung, doch grenzt nicht immer Gefäss an Gefäss, denn gleichwie in tangentaler Richtung zwischen den Gefässreihen unverholzte Zellreihen sich finden, so können auch in radialer Richtung zwischen den einzelnen Gefässen Elemente unverholzt bleiben. Das Protoxylem bildet daher kein geschlossenes Gewebe, sondern es liegen die Erstlingsgefässe mehr minder lose, in der Regel aber in radiale gegen das Mark zu convergirende Reihen geordnet, in der Masse der unverholzten Cambiumzellen eingebettet. In den oberen Theilen der Blattspuren findet sich das Protoxylem reichlicher als in den tieferen, wo es, wie der Anlage der Spurinitialen entspricht, später entsteht und sich mehr und mehr verliert, so dass es in jenen Theilen, wo die Initialen in die Elemente des Verdickungsringes übergehen, gänzlich fehlt. Daher kommt es, dass man an einem Querschnitte in dem zwischen den Initialen gebliebenen Zwischengewebe oft keine Erstlingsgefässe findet; diese Theile verhalten sich gleich jenen, welche nach aussen auf das Protoxylem folgen, sowohl sofern beide dieselben Holzelemente, vorwiegend Holzfasern neben verschieden verdickten weiten Gefässen ausbilden, als auch sofern dies gleichzeitig erfolgt und zwar zunächst nach der Ausbildung der Erstlingsgefässe, so dass durch die weitere, centrifugal fortschreitende Verholzung sich ein geschlossener Holzring bildet, der aussen an

das Cambium (i. e. S.) grenzend nach innen zwischen die unverholzten Gewebegruppen mit dem eingebetteten Protoxylem gegen das Mark vordringt.

Es ist also jener Xylemtheil („Interfascicularholz“ Sanio's), welcher an einem Querschnitte zwischen dem Protoxylem der Spurstränge liegt, von diesem der Zusammensetzung nach verschieden,[1] aber gleich jenem Theile, welcher nach aussen auf die Erstlingsgefässe folgt; letzteren Xylemtheil bezeichnet Hanstein[2] als „Folgeschicht“ („Succedanschicht“); in Anlehnung daran möchte ich den ganzen, wie oben geschildert, gleichzeitig sich bildenden Holztheil als „Succedanholz“ bezeichnen, um dem Missverständniss vorzubeugen, das Interfascicularholz als einen stammeigenen, neben dem Fascicularholz verlaufenden Strang aufzufassen, wozu man nach der fast allgemein üblichen Schilderung[3] von der Bildung eines geschlossenen Holzkörpers bei den Dicotyledonen wohl nothwendig kommen muss. Die Ausdrücke Fascicular- und Interfascicular-Holz oder Gewebe haben, zu mindest bei Hölzern, die analog jenem von *Aesculus* gebaut sind, nur relative Bedeutung bei Betrachtung einzelner Querschnitte, nimmt man aber auf die Längenentwickelung der Blattspurstränge Rücksicht, so ergibt sich, dass, was in einem Querschnitte als Fascicularholz anzusprechen ist, in einem Querschnitt durch ein tieferes Internodium zum Interfascicularholz wird, gegenüber jenen Xylemtheilen, welche den noch protoxylemreichen Spursträngen der tieferen Blattpaare angehören, denn die Spurstränge vereinen sich nicht durch Anastomosen untereinander und bilden auch kein „überall zusammenhängendes, den Pflanzenkörper durchziehendes, nur in den Vegetationspuncten und mit peripherischen Zweigen blind endigendes System“,[4] wie es der Fall ist bei jenen dicotylen Pflanzen, deren Stranggewebe in Grundgewebe eingebettet ist.

---

[1] Vgl. auch J. Hanstein, Über den Bau des dicotylen Holzringes, Pringsheim, Jahrb. I, S. 236.

[2] A. a. O. S. 242.

[3] Vgl. Sachs' Lehrbuch, resp. Göbel, Grundzüge der Systematik, S. 524 ff.

[4] De Bary, a. a. O., S. 242.

Die bis zu dem geschilderten Stadium der Entwickelung verholzten Xylemtheile, Succedanschicht und Protoxylem, sind gegen das Mark zu noch nicht regelmässig abgegrenzt, dies erfolgt erst verhältnismässig spät mit der Ausbildung der (innersten Xylemzone) Übergangszone von Mark und Xylem.

Zur Zeit, da in der Rinde die Bastfasern zu verholzen beginnen oder später noch erfolgt in der Übergangszone vom Verdickungsringe zum Marke die Verholzung jener Elemente, welche dem innersten, kuppenförmigen Theile der Spurinitialen angehören. In diesem Stadium erscheinen die Spuren im Querschnitte gleich wie nach aussen gegen die Rinde durch den Hartbast, so innen gegen das Mark durch halbmondförmige Gruppen verholzter Elemente begrenzt, zwischen welchen und dem bereits verholzten Theile der Spurinitialen, je nach deren Stärke, mehr minder reichlich noch unverholztes cambiales Gewebe sich befindet, in welches lose die Erstlingsgefässe eingebettet sind.

Gerade in diesem Stadium der Entwickelung, wo das Mark noch unverholzt ist, bietet ein Querschnitt täuschend das Bild eines bicollateral gebauten Holzes, da bei dem ersten Anblick auch ein innerer Hartbast vorhanden zu sein scheint; eine genauere Untersuchung indess lehrt, dass die Elemente jener inneren verholzten halbmondförmigen Gruppen nicht den Charakter von Bastfasern besitzen, es sind langgestreckte, englumige und kleinporige Holzparenchymzellen, welche mehr minder schiefe oder gerade Endflächen besitzen, sich aber von den übrigen Holzzellen (i. S. De Bary's) auch in völlig ausgebildetem Holze durch stärkere Wandungen, engeres Lumen und grössere Längenentwickelung auszeichnen, Merkmale, durch welche eben sie sich den Bastfasern nähern. Auf einen Umstand möchte ich hinweisen, da er mich insbesondere dazu verleitete, die beschprochenen, derbwandigen Faserzellen mit Hartbast zu vergleichen. In den Spindeln der Fruchtstände finden sich thatsächlich innere Bastfasern, doch besitzen sie nicht die Längenentwickelung der Fasern des äusseren Hartbastes, auch treten sie nicht allein auf, sondern bilden, mit derbwandigen Faserzellen vermischt, innere Stützen der Stränge.[1]

[1] Auch habe ich bei einigen anderen Sapindaceen in Stammtheilen inneren Hartbast beobachtet, so z. B. bei *Erioglossum edule, Atalaya hemi-*

Was die weitere Ausbildung des Xylems betrifft, so erstreckt sich die Verholzung von jenen halbmondförmigen Zellgruppen auf die seitlichen Elemente des Verdickungsringes, wodurch erstere untereinander und mit dem, wie geschildert, markwärts vordringenden, bereits verholzten Theile des Verdickungsringes (dem Succedanholz) sich vereinen, so dass sodann das Xylem gegen das Mark durch eine buchtig aus- und einspringende verholzte Zone abgegrenzt ist. Nach aussen von dieser Zone bleiben die Elemente, welche unmittelbar an das Protoxylem der Spurstränge grenzen, unverholzt — es sind dieselben, welche als reducirter innerer Weichbast angesprochen werden, — indess gegen die Stammmitte zu die Verholzung auf die peripheren Elemente des Markes übergeht, welche sich von den centralen dadurch differenzirt haben, dass sie radial gedrückt durch das Xylem, mehr in tangentaler und longitudinaler Richtung gestreckt sind und dicht an einander schliessend durch zwei oder mehr Reihen in die Elemente des Xylems übergehen, wodurch jene Anpassungszone entsteht, welche nach Wiesner als Markscheide anzusprechen ist.

Die weitere Ausbildung an der inneren Xylemgrenze erstreckt sich auf die Verholzung des Markes; dieselbe beginnt bei den centralen Zellen und schreitet gegen die Markscheide vor. In jenen Theilen aber, welche im Jahresknoten liegen, bleibt das Mark unverholzt, hier bildet sich auch keine Markscheide aus; es bleibt die Ausbildung des Xylems auf jener Stufe stehen, welche sich ergibt, bevor jene inneren hartbastähnlichen Gruppen angelegt werden, doch hat das Xylem, wie auch aus obiger Schilderung der Gewebedifferenzirung im Knoten sich ergibt, die Besonderheit, dass es keine oder nur vereinzelte Erstlingsgefässe besitzt, also nur eine Succedanschicht darstellt.

---

glauca, Melicocca bijuga und *diversifolia, Sapindus marginatus, Mukorosi* und *Saponaria, Nephelium connatum, mutabile* und *altissimum, Stadmania Sideroxylon, Heterodendron oleifolius, Harpulia rupestris;* dann bei *Melianthus minor* und *major, Bersama abyssinica* u. a. m. Das Auftreten von inneren Hartbast in Blüthenspindeln ist nichts seltenes, vgl. Klein Otto: Beiträge zur Anatomie der Infloresceuzen, in Jahrb. des Königl. bot. Gartens zu Berlin. IV. Bd., 1886, S, 333—363.

Diese hiemit im Wesentlichen geschilderte Ausbildung der inneren Xylemzone erreichen die jungen Sprosse in den ersten Wochen der Vegetation, weitere Veränderungen finden nicht statt, wenn nicht die bisher unverholzt gebliebenen cambiformen Elemente in der Umgebung des Protoxylems nachträglich verholzen. Aus den vorangehenden Schilderungen ergibt sich die Natur dieser Elemente, und es erhellt, dass sie in unmittelbarer Beziehung zu dem Protoxylem stehen. Je zahlreicher die Erstlingsgefässe, um so reichlicher tritt auch das intraxyläre Cambiform auf, daher findet es sich auch reichlicher in den oberen Theilen der Blattspuren als in den unteren, wo es sich allmählich verliert, indem hier bei der Ausbildung jener halbmondförmigen hartbastähnlichen Zellgruppen alle Elemente der Spurinitialen bis zu den Erstlingsgefässen verholzen. Man sieht daher in der Regel nur das Protoxylem der mächtigsten, dem nächst höheren Blattpaare angehörigen Spurstränge von intraxylären Cambiform umgeben, nicht oder nur bei kräftigeren Trieben auch jenes, welches den Spaltungsästen der Spuren höherer Blattpaare angehört.

In seltenen Fällen kann man übrigens beobachten, dass auch in den oberen Theilen der Spuren die cambiformen Elemente verholzen, doch dann erfolgt die Verholzung immer erst spät, nachdem alle übrigen Xylemtheile verholzt sind, bleibt auch schwächer, so dass selbst im verholzten Zustande die das Protoxylem umgebenden Elemente auffällig erscheinen.

Aus den vorgehend geschilderten Verhältnissen kann man ersehen, dass sich im Grunde genommen nichts allgemein Giltiges bezüglich des Vorkommens unverholzten, intraxylären Cambiform's im Holze von *Aesculus* aussprechen lässt, doch kann ich nach zahlreichen, an verschiedenen *Aesculus*-Arten, wie *Aesculus hippocastanum, flava, carnea, glabra, macrostachya, rubicunda,* sowie *Pavia rubra* und *lutea* durchgeführten Untersuchungen annehmen, dass man in der Regel an Querschnitten durch die obere Hälfte eines Internodiums der jüngeren Jahrestriebe an den Stellen des Xylems, welche den Spursträngen des nächst stehenden Blattpaares entsprechen, deutlich (unverholztes) intraxyläres Cambiform finden wird.

Fasse ich kurz zusammen, was sich somit nach meinen Untersuchungen an *Aesculus* bezüglich des intraxylären Cambiform beobachten lässt, so ergibt sich Folgendes:

Das Protoxylem ist lose eingebettet in cambiforme Elemente, welche, wenn zahlreiche Erstlingsgefässe vorhanden sind, in der Regel unverholzt bleiben, bei spärlichen Erstlingsgefässen aber in langgestreckte, englumige, zartwandige und schwach verholzte Holzelemente übergehen; die Elemente gehören dem Xyleme an, werden frühzeitig angelegt, erreichen aber später als viel jüngere Elemente des Xylems ihre Ausbildung. Es dürfte daher nicht ungerechtfertigt erscheinen, das intraxyläre Cambiform als ein reducirtes Organ aufzufassen.

Tilia.

Als einen zweiten Typus für das Vorkommen intraxylären Cambiforms möchte ich jene Ausbildungsweise desselben betrachten, welche z. B. das Holz der Linden aufweist.

Die wesentlichsten, von dem *Aesculus*-Typus unterscheidenden Merkmale ergeben sich daraus, dass bei *Tilia* das Mark unverholzt bleibt und ohne eine verholzte Markscheide an das Xylem sich anpasst, und dass, wenn überhaupt, noch viel schwieriger als bei *Aesculus* im Stamme Gefässbündel als ein in sich geschlossenes Gewebesystem zu beobachten sind, ein Umstand, welcher insbesondere auch dadurch herbeigeführt wird, dass jene inneren hartbastähnlichen Stützen der Spurstränge, welche bei *Aesculus* auftraten, hier fehlen, und somit das Mark unmittelbar durch radiäre Fortsetzungen zwischen das Protoxylem einzugreifen scheint.

Man kann sich die Verhältnisse, welche *Tilia* im ausgebildeten Zustande bietet, einigermassen dadurch veranschaulichen, wenn man sich vorstellt, es sei *Tilia* in der Ausbildung des Xylems auf jener Entwickelungsstufe stehen geblieben, welche man an *Aesculus* vor der Anlage der an inneren Hartbast erinnernden Theile beobachtet.

Betrachtet man einen Querschnitt durch ein Internodium eines Lindensprosses bezüglich der Gestaltung der inneren Xylemzone, so erblickt man ein todtes, unverholztes oder mitunter

schwach verholztes, mit schleimführenden Schläuchen und Krystallzellen vermengtes Mark, welches an der Peripherie von einer wenig deutlichen, unverholzten Markscheide umgeben erscheint, sofern die äusseren inhaltsreichen Markzellen tangental und longitudinal mehr gestreckt sind als radial, und in zwei oder mehreren Reihen dicht aneinander schliessen.

Nur an drei oder vier Stellen ist das Mark, beziehentlich die Markscheide, von der innersten Xylemzone deutlich abgehoben, indem auf die unverholzten Zellen der Markscheide unmittelbar verholzte Holzelemente sich reihen, wodurch jene Abgrenzung statt hat, wie bei *Aesculus* zwischen Mark und Succedan- (Interfascicular-) Holz.

An den übrigen drei oder vier Stellen des Xylemringes scheint das Mark, vergleichbar den Zähnen eines Zahnrades, radiär zwischen das Xylem einzudringen, insoferne nämlich an diesen letzteren Stellen das in keiligen, radiären Reihen angeordnete Protoxylem getrennt wird von umgekehrt orientirten Keilen eines unverholzten Zwischengewebes; dasselbe ist seiner Beschaffenheit und, wie aus der nachfolgenden Betrachtung der Entwicklungsgeschichte sich ergeben wird, auch seiner Entstehung nach gleich dem intraxylären Cambiform, welches zwischen dem Protoxylem der Spurstränge von *Aesculus* zu beobachten ist; es scheint mir daher gerechtfertigt, auch bei *Tilia* von intraxylärem Cambiform zu sprechen, wenngleich es an sich betrachtet ohne Vergleich mit *Aesculus* wenig auffällig erscheinen würde, zu mindest nicht leicht den Gedanken an einen inneren Weichbast erwecken dürfte.

Was die erste Anlage des Xylems betrifft, so konnte ich eine so deutliche Differenzirung des Scheitelmeristems in Urmark und Aussenschicht, wie bei *Aesculus*, bei *Tilia* an Querschnitten nicht beobachten; wohl sieht man an Längsschnitten durch die Vegetationsspitze etwa vier periphere Zelllagen, Periblem und Dermatogen, doch sind die Zellen der Mitte von den äusseren der Grösse und Gestalt nach nicht zu unterscheiden.

Die erste deutliche Differenzirung im Scheitelmeristem erfolgt durch die Entwicklung des Verdickungsringes, dieselbe beginnt an drei Punkten des unregelmässig eiförmigen Querschnittes durch reichlichere Zelltheilungen, ohne dass die daraus hervor-

gehenden Elemente eine besondere Anordnung annehmen; jene wirbelartigen Zellgruppen, die Blattspurinitialen, welche bei *Aesculus* zur Beobachtung gelangen, fehlen bei *Tilia.* Von den drei Anfangspunkten erstrecken sich die Zelltheilungen nach links und rechts, bis die dadurch entstehenden Elemente zu einem geschlossenen Ringe zusammenfliessen, doch ist zu bemerken, dass dabei in radialer Richtung immer weniger Elemente in die Theilung einbezogen werden, so dass der Verdickungsring, ähnlich wie Vöchting [1] bei *Lepismium radicans* beschreibt, an den drei Anfangsstellen am stärksten ist und von da nach beiden Seiten schmäler wird.

Die Elemente des Verdickungsringes sind, wie bei *Aesculus*, weder von den centralen Mark- noch den peripheren Rindenelementen scharf gesondert; bei fortschreitender Vermehrung und Wachsthum ordnen sie sich in radiale Reihen, deren jede nach aussen und innen allmälig in das Rinden- beziehentlich Markgewebe übergeht.

Aus den gegen das Mark gelegenen Elementen dieser radialen Reihen des Verdickungsringes gehen die ersten Spiralgefässe hervor, doch nicht im ganzen Ringe gleichzeitig, sondern zunächst in den mittleren Reihen der drei dicksten Stellen; von hier erstreckt sich die Gefässbildung allmälig nach aufwärts in die Blattanlagen, nach abwärts in den Stamm und nach und nach auf die nebenliegenden, radiären Reihen des Ringes und zwar der Art, dass zwischen je zwei Reihen von Spiralgefässen, welche an Lumen von innen nach aussen zunehmen, Zellreihen undifferenzirten Zwischengewebes bleiben. Da der Verdickungsring ungleich dick ist, so erscheinen auch die einzelnen, radiären Protoxylemstrahlen von verschiedener Länge; während die Strahlen an den drei Anfangsstellen aus etwa 8—10 Gefässen bestehen, zählen die Strahlen in der Mitte zwischen je zwei Anfangsstellen nur zwei oder drei primäre Gefässe.

Die Elemente des Verdickungsringes zwischen den Protoxylemstrahlen und innen von diesen gehen allmählig in die Elemente der Markscheide und des Markes über und bilden daher

[1] Dr. H. Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. A. a. O. S. 444 ff.

scheinbar Fortsetzungen des Markes, doch können dieselben ihrer Entstehung nach nicht als Markverbindungen, primäre Markstrahlen im Sinne von Sachs, aufgefasst werden, wenngleich ihre Elemente in den Schichten des secundären Holzes zum Theil in Markstrahlzellen sich umbilden.

Während an jenen Stellen, wo die gefässreichsten Protoxylemkeile sich finden, das Zwischengewebe unverholzt bleibt und seine cambiale Natur bewahrt, verholzt es an den damit wechselnden protoxylemärmeren Stellen des Ringes, indem hier Libriform und langgestreckte Holzparenchymzellen sich bilden, welche dann, wie oben erwähnt, das Xylem deutlich gegen das Mark abgrenzen. Die letzteren Xylemtheile entsprechen dem Interfascicular- oder Succedanholz von *Aesculus*, und zwar nicht nur ihrer Zusammensetzung nach, sondern auch sofern, da dieselben als unteres Ende höherer Blattspuren angesehen werden können.

Zur Erklärung dieses Verhältnisses will ich nun versuchen, die Beziehungen zwischen der Ausbildung und Gestaltung des Holzkörpers und den Blattspuren von *Tilia* zu ermitteln.

Die einzelnen wieder morphologisch leicht kennbaren Jahrestriebe bestehen aus einer wechselnden Zahl von Internodien, welche in der durch Blatt und Stamm zu legenden Ebene an den Insertionstellen der einzelnen alternirend, zweizeilig angeordneten Blätter abwechselnd nach links und rechts gebrochen erscheinen. In der Achsel jedes Blattes befindet sich eine Knospe; die Terminalknospe verkümmert und setzt die Axillarknospe des obersten Blattes im nächsten Jahre den Spross als Sympodium fort. Jedem Blatte entsprechen drei Spuren, welche durch ihre Weite den ganzen Stamm umfassen.

Führt man einen Schnitt durch das oberste Internodium eines jungen Triebes, so erscheint der Xylemring in einem eiförmigen stumpfdreieckigen Umriss zusammengesetzt aus einzelnen, getrennten Xylemkeilen, deren jeder von einer oder mehreren gegen das Mark zu in eine verschmelzenden Reihen radial hintereinander geordneter, von innen nach aussen an Lumen zunehmender Spiralgefässe gebildet wird.

Diese Keile setzen sich nach aussen fort, indem an das Protoxylem die Schichten des Succedanholzes sich reihen und

diese, wie erwähnt, von Markstrahlen, welche die Fortsetzung der Zwischengewebekeile aus dem primären Holze bilden, durchsetzt werden.

Der ganze Xylemring erscheint somit vor der Ausbildung der Elemente des „Interfascicular"-holzes ringsherum gleichartig, und nur insoferne kann man an demselben Theile unterscheiden, als in den drei stumpfen Ecken des Ringes die gefässreichsten, längsten Xylemstrahlen sich befinden und an diese nach links und rechts allmählich kürzer werdende, an Spiralgefässen ärmere Strahlen sich reihen.

In Berücksichtigung dieser Verhältnisse lassen sich im ganzen Xylemringe drei analog gebaute, aber, wie auch nach dem eiförmigen Umriss des Ringes zu erwarten ist, untereinander an Grösse und Ausdehnung ungleiche Abschnitte unterscheiden; dieselben stehen in Beziehung zu den Blattspuren, denn in der Ecke des spitzen Poles des eiförmigen Querschnittes tritt der Medianus, in den beiden gegenüberliegenden Ecken je eine Lateralspur ein, und nur dadurch, dass an den Eintrittstellen der Spuren die meisten Spiralgefässe entstehen, kann man an einzelnen Querschnitten die Theile des Holzringes bezeichnen, welche die Spuren des in jedem Falle nächst zugehörigen Blattes enthalten. Nichtsdestoweniger ist es nicht leicht möglich, bei *Tilia* einen Verlauf der Blattspuren festzustellen, denn es lassen sich, wie bereits angedeutet, keine gesonderten Gefässbündelstränge beobachten, man müsste denn jeden einzelnen der oben im Querschnitt beschriebenen im Längsverlaufe als allmählich sich verschmälernde Gefässplatten auftretenden Xylemkeile für sich als Gefässbündel betrachten, dann bestünde jede der drei aus dem Blatte kommenden Spuren aus mehreren Gefässbündeln (-Platten), die unter einander in keiner weiteren Beziehung stehen und deren jedes für sich blind im Stamme verläuft, indem die Zahl der Spiralgefässe abnimmt; doch lässt sich bei *Tilia* nicht wie bei *Aesculus* verfolgen, dass in einer bestimmten Entfernung von der Blattinsertion die Ausbildung der Spiralgefässe ganz unterbleibt, man findet daher auch in jenen Theilen des Stammes, welche die Jahresknoten enthalten, immer Spiralgefässe, doch zeichnen sich dieselben hier durch besonders enges Lumen und dicke Spiralleisten aus.

Verfolgt man die drei Xylemtheile des obersten Internodiums, welche die Spuren des ersten Blattes enthalten, bis zum Knoten herab, so sieht man die Antheile der Lateralspuren immer näher an den Mediantheil heranrücken, so dass in einem Querschnitte durch diese Region die drei mit den längsten Protoxylemstrahlen versehenen Xylemtheile nach der einen Hälfte des Holzringes gedrängt erscheinen und von einander nur mehr durch wenige kurze Xylemstrahlen geschieden sind, während die ganze Gegenhälfte von allmählich sich verkürzenden Strahlen eingenommen wird. Mit letzterem Theile verschmilzt im Knoten des zweiten Blattes der ebenfalls nur aus kurzen Xylemstrahlen gebildete Ring des hier eintretenden Axillarsprosses. Bald nach Vereinigung dieser Theile treten die drei Spuren des zweiten Blattes ein. Dieselben umfassen wieder den ganzen Stamm und fügen sich getrennt in den Xylemring ein, und zwar die Medianspur in eine Spaltung, welche in dem aus kurzen Xylemstrahlen bestehenden Theil des jüngst eingetretenen Axillarsprosses sich bildet, die beiden Lateralspuren am entgegengesetzten Ende zwischen die längeren Protoxylemstrahlen, welche den Lateralspuren des höheren Blattes angehören.

Es zeigt daher ein Querschnitt aus der Mitte des zweiten Internodiums einen eiförmigen, stumpfvierkantigen Xylemring, an welchem jetzt statt drei vier durch längere Protoxylemstrahlen ausgezeichnete Theile zu beobachten sind; ein Theil in dem spitzen Pole, der Medianspur des nächst stehenden Blattes entsprechend, je ein Theil in den seitlichen Ecken, den Lateralspuren entsprechend, und endlich im stumpfen Pole des Ringes ein vierter, ausgebreiteterer Theil, welcher die Fortsetzung der Medianspur und zum Theile auch der Lateralspuren des oberen Blattes bildet. Diese vier Xylemtheile werden von einander geschieden und zugleich aber auch unter einander verschmolzen durch Theile mit kürzeren, an Protoxylem ärmeren Strahlen, welche Theile Fortsetzungen der Antheile der Axillarsprosse und der Lateralspuren des höheren Blattes bilden, doch lässt sich durchaus nicht angeben, wie weit die kürzeren Protoxylemkeile den Fortsetzungen höherer Spuren oder den seitlichen Enden der eben eingetretenen Spuren zuzuzählen sind.

Schon bei *Aesculus* war es schwierig eine seitliche Abgrenzung der Spuren in der mittleren Xylemzone anzugeben und diese nur in der innersten Zone durch Ausbildung der inneren hartbastähnlichen Zellgruppen angedeutet, bei *Tilia* fehlt aber jeder Anhaltspunkt dafür.

Dieses Verhältnis dürfte vielleicht erklärlich werden, wenn man berücksichtigt, dass die Ausbildung des Xylems von den Anfangsstellen des Verdickungsringes succedan nach abwärts, seitwärts und auch centrifugal nach aussen erfolgt, die daraus hervorgehenden Xylemtheile aber in der Regel gleichzeitig und gleichartig sich ausbilden, weshalb ich eben alle diese Theile gemeinsam als Succedanholz bezeichne, auch bei *Tilia*, wenngleich hier in dem „Interfascicular"-holz auch einzelne Spiralgefässe sich finden, da, wie bereits hervorgehoben, das Protoxylem im Verlauf der Spuren nicht völlig schwindet.

Der bisher geschilderte Verlauf der Spuren wiederholt sich durch die folgenden Internodien in gleicher Weise, nur ist noch zu erwähnen, dass der aus der Verschmelzung der drei Spurtheile des höheren Blattes entstandene Xylemabschnitt unter der Mitte des tieferen Internodiums sich verliert, d. h. in kürzere, an Spiralgefässen ärmere Xylemtheile übergeht, so dass man an einem Querschnitte durch das untere Ende des zweiten oder aller folgenden Internodien in der Regel wieder nur drei durch lange Protoxylemstrahlen ausgezeichnete Abschnitte des Holzringes erhält.

Zur leichteren Einsicht in den Spurverlauf habe ich im Vorstehenden die Verhältnisse geschildert, wie sie an jungen Sprossen mit noch nicht völlig ausgebildetem Holzringe in Erscheinung treten.

Die späteren Veränderungen in der innersten Xylemzone bestehen bei *Tilia* nur darin, dass an den drei oder vier Stellen des Holringes, wo die kürzesten Protoxylemstrahlen liegen, die bisher unverholzt gebliebenen Elemente des Verdickungsringes in Holzelemente, Libriform und Holzparenchym, übergehen, und letztere die wenigen, zerstreuten, primären Spiralgefässe rings umschliessen, wodurch sie als ein geschlossener, scheinbar gleichartiger Holztheil von Mark und Fascicularholz sich abheben.

Nach den geschilderten Verhältnissen wird es klar, warum man an Querschnitten durch ausgebildete Internodien drei o er vier Stellen beobachtet, wo das Xylem gegen das Mark deutlich abgegrenzt ist, hingegen an den damit wechselnden Stellen Reihen von Spiralgefässen mit Reihen unverholzten Zwischengewebes wechseln.

Dass diese Theile des Zwischengewebes ihren Elementen, so wie ihrer Entstehung nach dem intraxylären Cambiform von *Aesculus* gleichzustellen sind, geht aus den obigen Betrachtungen hervor, und was sich über das intraxyläre Cambiform bei *Aesculus* sagen liess, das gilt auch von jenem bei *Tilia.* Die Elemente desselben stehen in unmittelbarer Beziehung zu den Erstlingsgefässen, gehören dem Xyleme an, verholzen aber, wenn überhaupt, später als die übrigen Holzelemente. Ich habe an dreizehnjährigen *Tilia*-Zweigen noch deutlich unverholzte, intraxyläre Elemente beobachtet.

Dass das intraxyläre Cambiform bei *Tilia* weniger auffällig erscheint, beruht wohl darauf, dass es weiter ausgebreitet und nicht in abgeschlossenen Gruppen auftritt, insbesondere aber darauf, dass es nach innen weder von einem Hartbast, noch von verholzten Markelementen sich abheben kann.

Aristolochia Sipho.

Um die allgemeine Verbreitung des intraxylären Cambiforms darzulegen, will ich auch eine Holzpflanze betrachten, welche den vorwiegend den krautigen Dicotyledonen eigenthümlichen Bau des Stammes aufweist. Ich wähle zu diesem Zwecke *Aristolochia Sipho.*

Bevor ich mich jedoch zur Betrachtung der Ausbildungsweise des intraxylären Cambiforms bei dieser Pflanze wende, scheint es mir zweckmässig in Kürze jene Punkte der Entwickelungsgeschichte hervorzuheben, auf welche, wie ich glaube, die Verschiedenheit in der Ausbildung des Holzringes zwischen den nach dem Typus krautiger Dicotylen gebauten Pflanzen und jenen, welche dem z. B. durch *Aesculus* und *Tilia* vertretenen Typus folgen, vorwiegend zurückzuführen sein dürfte.

In erster Linie kommt diesbezüglich die Verschiedenheit der ersten Anlage des Holzkörpers in Betracht, auf welche sich

die beiden insbesondere durch Schacht und Nägeli vertretenen, anfänglich als einander gegenseitig ausschliessend betrachteten Ansichten beziehen,[1] und deren Wesen mir darin zu liegen scheint, dass in dem einen Falle (Nägeli) erst längere Zeit nach der Anlage der Blattspurinitialen, nachdem bereits in jedem Spurstrange der Xylem- und Phloemtheil in der Ausbildung verhältnismässig weit vorgeschritten ist, die Anlage eines Verdickungsringes, Cambiums im engeren Sinne, erfolgt, hingegen in dem anderen Falle (Schacht) unmittelbar nach dem Auftreten der Spurinitialen, dieselben auch schon zu einem Ringe, dem Verdickungsringe Schacht's, Sanio's u. a. m., verschmelzen, was in dem vollkommensten Falle, wie z. B. bei *Tilia,* dahin führt, dass zwar die Entstehung des Verdickungsringes an einzelnen Punkten beginnt, distincte Spurinitialen aber überhaupt nicht mehr angelegt werden.

Aus dieser Auffassung der beiden Typen geht hervor, dass beide einander nicht nur nicht ausschliessen und, wie Sanio und Vöchting[2] bereits dargelegt haben, neben einander bestehen können, sondern dass vielmehr der letztere aus ersteren hervorgeht, dass ihre Verschiedenheit nur eine graduelle sei als Ausdruck der allmählich sich vervollkommnenden Function des secundären Dickenwachsthums.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht der Umstand, dass sich leicht von jenen Fällen, wo ein secundäres Dickenwachsthum überhaupt noch mangelt, bis zu jenen, wo selbes am frühzeitigsten ausgebildet, eine fortlaufende Reihe allmählich sich vervollkommnender Ausbildungsweisen des Xylems ableiten und thatsächlich einzelne Entwickelungsstufen beobachten lassen.

So kann unter den von Wiesner[3] für den Aufbau des Dicotylenstammes aufgestellten Typen die unter den Typus: Tussilago zusammengefasste Bildungsweise, bei welcher die Anlage eines Cambiumringes nicht oder nur ausnahmsweise

---

[1] Vgl. Schacht, Die Pflanzenzelle, S. 246, und Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Bot. I., S. 11.

[2] Sanio, Bot. Ztg., 1863, S. 359. Vöchting, Morpholog. u. Anatomie der Rhipsalideen, a. a. O., S. 434, und Bau u. Entwicklung des Stammes der Melastomeen, a. a. O. S. 30. ff.

[3] Jul. Wiesner, Elemente der wissenschaftlichen Botanik, 2. Aufl., S. 146, ff.

eintritt, als Vorstufe oder unterste Stufe der ganzen Entwickelungsreihe angesehen werden. Die nächst höhere Ausbildungsstufe bietet der Typus: Berberis, bei welchem ein geschlossener Cambiumring als Fascicularcambium Xylem und Phloem der Spurstränge erzeugt, als Interfascicularcambium aber das Markstrahlgewebe vermehrt. Unter diesen Typus ist auch *Aristolochia Sipho* zu stellen.

Betheiligt sich das Interfascicularcambium an der Bildung des secundären Holzes und der secundären Rinde, welche Entstehungsweise des Holzringes, wie bereits erwähnt, nach der Schilderung in Sachs' Lehrbuch der Botanik als der allgemein giltige Dicotylentypus anzusehen wäre, so ergibt sich wieder eine höhere Stufe. Zwischen den beiden letzterwähnten Ausbildungsweisen des Holzkörpers lässt sich vielleicht jene als Mittelstufe einreihen, bei welcher, wie z. B. bei *Fagus*, das Interfascicularcambium bald das Markstrahlgewebe fortsetzt, bald secundäre Holzschichten erzeugt, so dass die Spurstränge in den äusseren Xylemzonen nicht ihrem ganzen Längsverlauf nach durch primäre Markstrahlen getrennt erscheinen und die „aussetzenden Markstrahlen" Hartig's entstehen.[1]

Rücksichtlich der höheren Ausbildungsweisen erinnere ich an die verschiedene Anlage des Xylems bei *Aesculus* und *Tilia*, unter welchen die bei *Tilia* als die vollkommenere zu betrachten sein dürfte.

Der verwickelte Bau des Xylems der vollkommeneren Hölzer erklärt sich wohl aus dem Umstande, dass mit der frühzeitigen Anlage des Verdickungsringes unmittelbar nach oder mit den Spurinitialen auch weitere Besonderheiten in der Entwickelung des Xylems sich ausgebildet haben, welche den Pflanzen mit einfacherem Baue fehlen und welche daher wirklich eine Verschiedenheit in der Ausbildung des Xylems höher und tiefer entwickelter Holzpflanzen begründen.

Zu diesen Besonderheiten möchte ich den schon mehrfach erwähnten Umstand zählen, dass nämlich bei höheren Holzpflanzen der Bau der Blattspuren mit dem tieferen Verlauf der-

[1] Vgl. De Bary, Vergleichende Anatomie, S. 474; Hartig, Bot. Zgt. 1859, S. 94.

selben in den Stamm sich ändert, worauf ich die übliche Unterscheidung von Fascicular- und Interfascicularholz zurückführe. Als weitere Besonderheiten vollkommenerer Hölzer dürften sich das Fehlen einer typischen Markkrone, sowie die Ausbildung der Markscheide im Sinne Wiesner's betrachten lassen.

Da über die vorstehend angedeuteten Verhältnisse Untersuchungen Anderer nicht bestehen und ich selbst bisher nur einzelne Beobachtungen diesbezüglich gemacht habe, so lassen sich die mitgetheilten Ansichten vorläufig wohl nur als Vermuthungen bezeichnen, doch glaube ich, dass sie nicht aller Wahrscheinlichkeit entbehren und hoffe, dass sie zu mindest einen leitenden Gesichtspunkt für spätere Untersuchungen abgeben können.

Nach diesen Betrachtungen wende ich mich zu meiner Aufgabe zurück, um die Ausbildung des intraxylären Cambiforms bei *Aristolochia Sipho* zu schildern.

Da bei dieser Pflanze infolge des Umstandes, dass die Blattspurstränge als ein in sich geschlossenes System durch Grundgewebe getrennter Gefässbündel die ganze Pflanze durchziehen, und die einzelnen Spurstränge durch ihren ganzen Längsverlauf gleichartig gebaut sind, der Blattspurverlauf und somit der ganze Bau des Stammes sich leicht verfolgen lässt, will ich mich nur auf die Schilderung des Baues und der Anlage eines einzelnen Spurstranges beschränken, soweit dies zum Nachweis des intraxylären Cambiforms nothwendig erscheint.

Im Vegetationskegel von *Aristolochia Sipho* vermochte ich eine Differenzirung des Meristems in Aussenschicht und Urmark oder in Plerom, Periblem und Dermatogen nicht zu erkennen. Erst verhältnismässig tief unter dem Scheitel treten die Initialen der Blattspuren auf, deren Anlage in akropetaler Richtung erfolgt, welche Bildungsweise bei Dicotyledonen seltener aufzutreten scheint.[1] An einem Querschnitte erscheinen die Spurinitialen als getrennte eiförmige Gruppe mehr oder minder wirbelig angeordneter Elemente, welche im Vergleich zu den Initialzellen bei *Aesculus* und *Tilia* ein ziemlich grosses Lumen besitzen, auch nicht besonders in die Länge gestreckt erscheinen und in die ungebenden Parenchymelemente allmählich übergehen. In dem an das unverholzt bleibende Mark grenzenden Theil der

[1] Vgl. De Bary, a. a. O., S. 407.

eiförmigen Spurinitialen gehen einzelne Elemente in Ring- und Spiralgefässe über, die insoferne öfter eine besondere Anordnung aufweisen, als rings um sie die umgebenden Elemente strahlig angeordnet erscheinen, so dass jene Zellgruppirung sich ergibt, welche oft bei Secretschläuchen zu beobachten ist. Die inneren Erstlingsgefässe bleiben von einander getrennt, an die äusseren lehnen sich die weitlumigen Netz- und Tüpfelgefässe, welche im allgemeinen jene V-förmige Anordnung aufweisen, welche die Gefässbündel der Monocotylen gewöhnlich auszeichnet.[1] Auf die zwischen den V-förmigen Gefässgruppen gelegenen Elemente erstreckt sich die weitere Ausbildung und Verholzung des Xylems, die markwärts davon gelegenen Elemente aber, in welche die primären Gefässe lose eingebettet sind, bleiben unverholzt, wie ich noch an einem 22jährigen Stamme habe beobachten können.

Da die Gefässbündel durch die V-förmigen Gefässgruppen gleichsam nach innen abgeschlossen erscheinen und die umgebenden Mark- und Markstrahlelemente unverholzt bleiben, erhält man bei Betrachtung älterer Querschnitte den Eindruck, als ob die losen Primärgefässe mit dem Gefässbündel in gar keiner näheren Beziehung stünden; aber aus der Betrachtung jüngerer Entwickelungsstadien erhellt, dass jene unverholzten Gewebegruppen, in welche lose die Primärgefässe eingebettet sind, und welche an Querschnitten, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, so doch immer kennbar vom Markgewebe sich abheben, Theile des Xylems sind, da ihre Elemente aus dem Procambium der Spurinitialen hervorgehen. Diese Xylemtheile sind somit, wie in den vorhergehenden Fällen ebenfalls als intraxyläres Cambiform zu betrachten, wenngleich die unverholzten Elemente bei *Aristolochia Sipho* ihrer Gestalt nach nicht den ausgeprägten cambiformen Charakter, wie jene von *Aesculus* und *Tilia* aufweisen.

Fagus.

Schliesslich will ich noch kurz einer Ausbildungsweise des intraxylären Cambiforms gedenken, welche ebenfalls bei Dicotylen mit einfacherem Holzbau auftritt und welche sich zu der

[1] Vgl. De Bary, a. a. O., S. 335.

Ausbildungsweise bei *Aristolochia* ungefähr so verhält, wie unter den Hölzern mit verwickelterem Bau jene von *Aesculus* zu der von *Tilia*. Diese nun zu besprechende Ausbildungsweise des intraxylären Cambiforms lässt sich z. B. an jungen Trieben von *Fagus* beobachten.

Das characteristische Merkmal des Typus: *Fagus*, welches den Unterschied gegenüber dem Typus *Aristolochia* und zugleich die Analogie mit dem Typus: *Aesculus* bedingt, liegt darin, dass die einzelnen Spurstränge an der Markseite von verholzten hartbastähnlichen Zellgruppen oder wie z. B. bei *Viscum*, welches unter denselben Typus zu zählen ist, von typisch inneren Hartbast gestützt werden.

Ein Querschnitt durch ein Internodium eines Buchenzweiges zeigt die durch mehrreihige primäre Markstrahlen getrennten Spurstränge, deren innerste Theile kuppenförmig gegen das Mark vorragen und in ihrer Gesammtheit eine typische Markkrone bilden.

Das Protoxylem der einzelnen Spurstränge ist in deutliche radiäre Reihen geordnet, zwischen welchen dickwandige, aber in Vergleich zu den Gefässen schwächer verholzte Elemente in meist zweireihigen, keiligen Strahlen liegen, die gegen das Markzu in jene kuppenförmigen, an inneren Hartbast erinnernden Xylemtheile sich vereinen. Auf Längsschnitten erweisen sich letztere Elemente als sehr langgestreckte, englumige und kleinporigdickwandige Holzparenchymzellen mit meist zugespitzten in einander geschobenen Enden.

Bei Betrachtung eines Querschnittes durch einen vorjährigen[1] oder älteren Zweig mag vielleicht der Vergleich dieser innersten Xylemtheile von *Fagus* mit innerem Hartbast nicht sehr zutreffend erscheinen, weil auch die Zellreihen zwischen den Protoxylemstrahlen aus denselben dickwandigen Faserzellen bestehen, somit auch kein unverholztes intraxyläres Cambiform vorhanden ist; verfolgt man aber die Ausbildung eines einzelnen Spurstranges entwickelungsgeschichtlich und vergleicht dieselbe mit der Entwickelung der innersten Xylemzone von *Aesculus*, so

---

[1] Das Material, welches ich untersuchte, war Mitte Juni in Weingeist eingelegt worden.

wird es erklärlich werden, warum ich auch bei *Fagus* von inneren hartbastähnlichen Zellgruppen spreche.

Die ersten sehr englumigen Gefässe bilden sich bei *Fagus* ähnlich wie bei *Aesculus* nicht aus dem innersten Theile der im Querschnitte eiförmigen Spurinitialen, sondern aus den tiefer gegen die Mitte zu in radiale und tangentale Reihen geordneten Elemente.

Die Spiralgefässe folgen in den einzelnen Procambiumreihen, in welchen sie von innen nach aussen an Lumen sehr allmählich zunehmend sich bilden, dicht aufeinander und gehen nach Aussen in die allmählich in centrifugaler Richtung sich bildenden secundären Holzelemente über.

Die zwischen den Protoxylemstrahlen liegenden procambialen Elemente bleiben noch unverholzt, indess die innersten Elemente der Spurinitialen an der Übergangsstelle zwischen Xylem und Mark bereits in die dickwandigen Faserzellen sich umgewandelt haben und in Verholzung übergegangen sind, wodurch die einzelnen Spurinitialen markwärts von im Querschnitt halbmondförmigen Zellsträngen begleitet erscheinen.

Betrachtet man daher einen Querschnitt durch ein Internodium, welches sich in diesem Stadium der Entwickelung befindet, in welchem auch das Mark erst von der Mitte aus zu verholzen beginnt, so wird man wie bei *Aesculus* auch hier an bicollateral gebaute Bündel erinnert werden und einen Vergleich der verholzten inneren Stützen der Spurstränge mit inneren Hartbast nicht ferne liegend finden.

Die bis zu dem geschilderten Entwickelungsstadium unverholzten Zellreihen zwischen dem Protoxylem entsprechen offenbar dem intraxylären Cambiform der früheren Fälle, dies wird auch dadurch bestätigt, dass dieselben auch weiter noch unverholzt bleiben, wenn bereits Mark- und Markstrahlzellen gänzlich verholzt sind und auch reichlich secundäre Holzelemente aus dem Cambium sich gebildet haben. Aber noch während der ersten Vegetationsperiode greift die Verholzung in den einzelnen Internodien nach ihrer Entwickelungsfolge von den hartbastähnlichen Zellsträngen auf die Elemente des intraxylären Cambiforms über, und auch diese verwandeln sich in langgestreckte, dickwandige Holzparenchymzellen, so dass schon in den einjährigen Internodien unverholztes intraxyläres Gewebe nicht mehr zu

finden ist oder höchstens unmittelbar an der Eintrittstelle der Spurstränge in den Holzring.

Dieser Typus der Ausbildung des intraxylären Cambiforms ist sehr verbreitet und lehrt, wie nothwendig es ist, bei der Beurtheilung des Vorkommens von intraxylären Cambiform auf die ersten Entwickelungsstufen des Xylems Rücksicht zu nehmen.

Durch die vorstehend als Typen geschilderten vier Beispiele dürften, glaube ich, alle jene Momente erläutert worden sein, welche die grössere oder geringere Auffälligkeit des intraxylären Cambiforms im Holze der Dicotyledonen bedingen und das wechselnde Vorkommen desselben bei verschiedenen Pflanzen- sowie in den nach Alter und Entwickelung verschiedenen Stammtheilen derselben Pflanze zu erklären vermögen.

Dass das intraxyläre Cambiform allgemein bei Pflanzen, deren Holz nach den dicotylen Typen gebaut ist, verbreitet sei, folgt schon daraus, dass, wie verschieden auch der fertige Holzring gebaut sein mag, die erste Anlage des Xylems immer dieselbe ist; auch habe ich unter Hunderten von krautigen sowohl als Holzpflanzen, welche ich untersuchte, nicht einen einzigen Fall gefunden, der gegen die allgemeine Verbreitung des intraxylären Cambiforms spräche, und ich muss schliessen, dass, wenn auch in vielen Fällen an ausgebildeten Hölzern die Erscheinung sich nicht beobachten lässt, bei Verfolgung der Entwickelungsgeschichte gewiss jenes Stadium sich zeigen wird, in welchem das intraxyläre Cambiform zu beobachten ist, mit anderen Worten, es wird sich ergeben, dass jene Elemente des Xylems, welche frühzeitig angelegt das Protoxylem unmittelbar umgeben, am spätesten von allen übrigen, auch jüngeren Elementen der innersten Xylemzone verholzen.

Die Ergebnisse, welche nach den bisherigen Betrachtungen bezüglich des intraxylären Cambiforms insbesondere bemerkenswert erscheinen, lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen.

1. Die Ausbildung der innersten Xylemzone erfolgt später als die der äusseren auf das Protoxylem folgenden Zonen.

2. Die Elemente des Protoxylems bilden keine geschlossene Gewebegruppe, sondern gehen einzeln ohne bestimmte Ordnung oder in getrennte Radialreihen geordnet aus den Elementen der inneren Theile der Xylemanlage hervor.

3. Die Elemente der innersten Xylemzone, welche die Erstlingsgefässe rings umgeben oder in Reihen zwischen den Protoxylemstrahlen liegen, verholzen, wenn überhaupt, später als alle übrigen gleichalterigen Holzelemente.

4. Ihrer Entstehung, Gestalt und Beschaffenheit nach sind diese Elemente gleich dem Cambiform im Weichbaste, weshalb ich für dieselben die Bezeichnung „intraxyläres Cambiform" vorschlagen möchte.

5. Tritt nachträglich Verholzung ein, so bleibt die cambiforme Gestalt der Elemente erhalten und, da in der Regel ihre Wandungen zart und dünn bleiben, so lassen die aus dem intraxylären Cambiform hervorgegangenen Elemente in den meisten Fällen auch im verholzten Zustande ihre von den übrigen Elementen abweichende Natur erkennen.

6. Welche Function und Bedeutung für den Pflanzenorganismus dem intraxylären Cambiform zukommen, lässt sich nach den bisherigen Untersuchungen nicht bestimmen, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass dasselbe ein reducirtes Organ darstellt.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch ein Internodium von *Aesculus*, erster Jahresring bei Loupenvergrösserung.

An 10 Stellen zeigen sich die Spurstränge des nächsten Blattpaares mit reichlichem Protoxylem im intraxylären Cambiform, den weiss gelassenen Stellen, eingebettet, dazwischen je 2 bis 3 an Protoxylem arme Theile ohne intraxyläres Cambiform. Die schraffirte Zone (*ms*) an der Grenze von Xylem und Mark deutet die Markscheide an, die 10 dunkler schraffirten Theile (*h*) dieser Zone die halbmondförmigen, hartbastähnlichen inneren Sützen der Spurstränge, *m* das Mark.

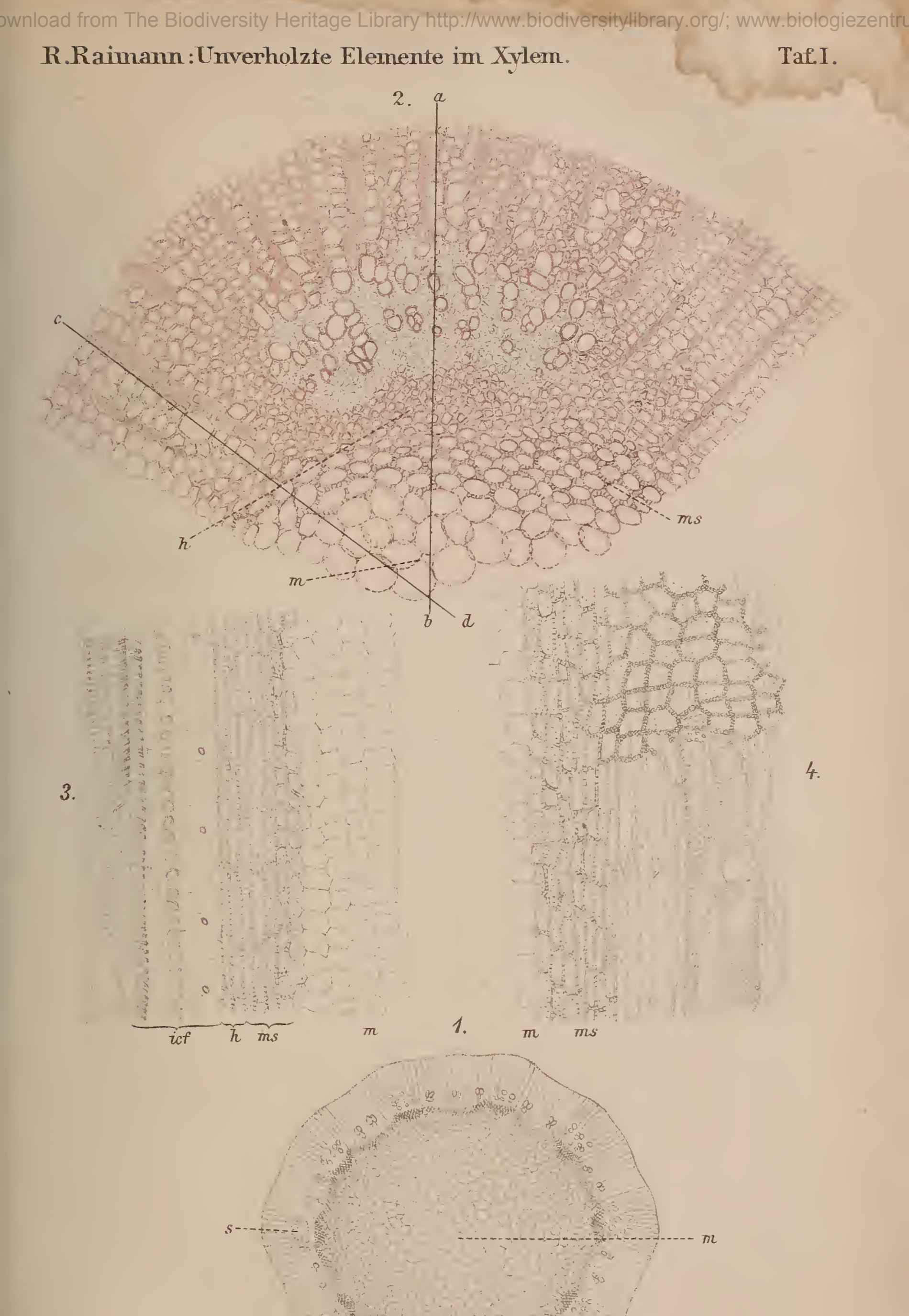
Fig. 2. Querschnitt durch eine einzelne Medianspur, entsprechend dem Theile (*s*) in Fig. 1, nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure; Vergr. c. 100. Der ungefärbte Theil bedeutet das intraxyläre Cambiform mit den zerstreuten Elementen des Protoxylems; *m, ms, h* wie oben, an *h* sieht man die im tieferen Verlauf der Spur erfolgende Spaltung in drei Äste vorbereitet.

Fig. 3. Radialer Längsschnitt durch das Fascicularholz nach der Richtung *a—b* in Fig. 2, Verg. c. 100; die Elemente des Markes (*m*) gehen allmählich in die Elemente der Markscheide (*ms*) über, an diese reihen sich die englumigen Faserzellen (*h*), welche am Querschnitt die hartbastähnlichen Gruppen (*h*) bilden; *icf* das intraxyl. Cambiform mit einzelnen Primärgefässen.

Fig. 4. Radialer Längsschnitt durch das Succedan- (Interfascicular-)holz nach der Richtung *c—d* in Fig. 2, Verg. c. 100. Auf die Markscheide folgen unmittelbar secundäre Holzschichten, intraxyläres Cambiform und Protoxylem fehlen, im oberen Theile des Schnittes ist ein Markstrahl getroffen.

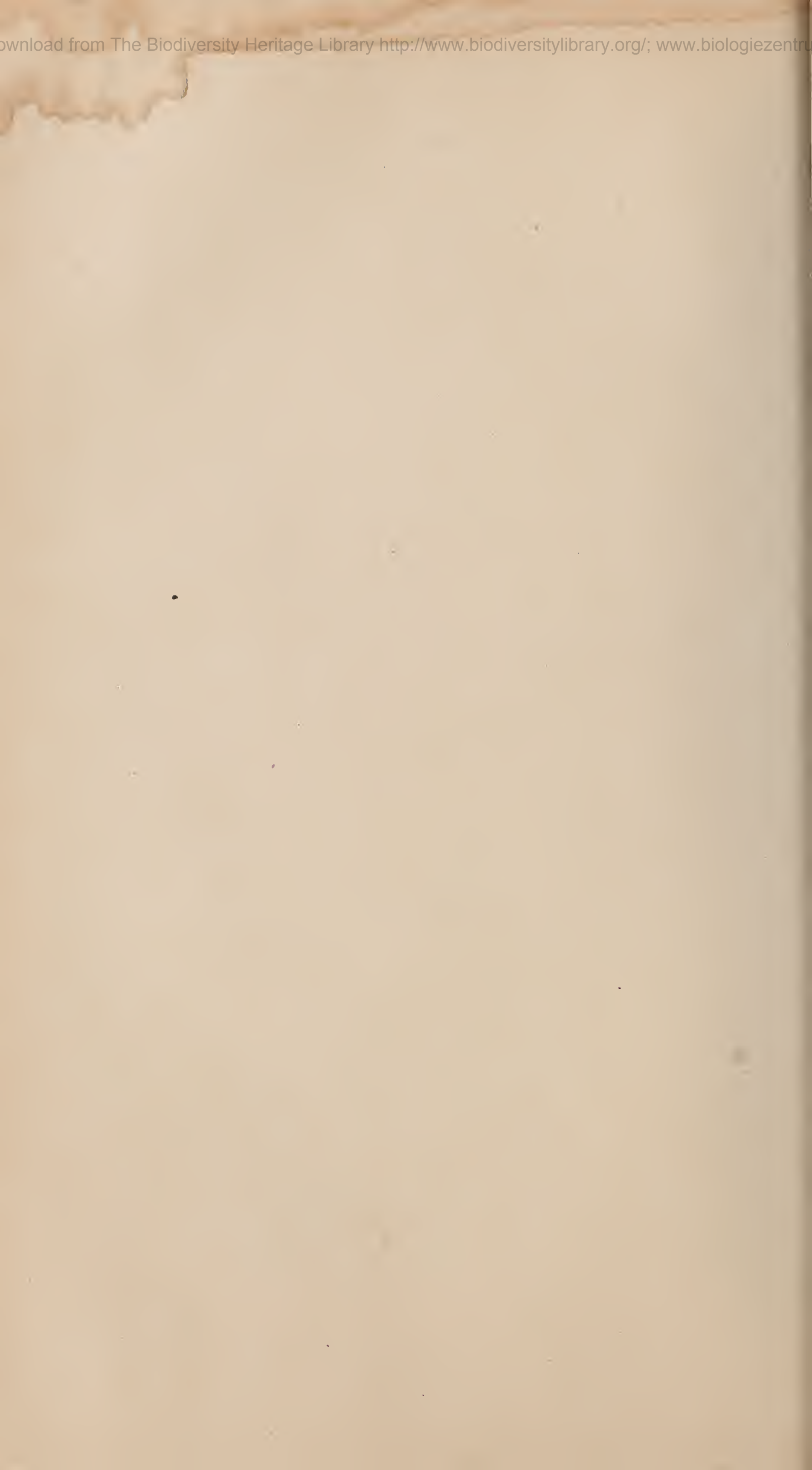
Tafel II.

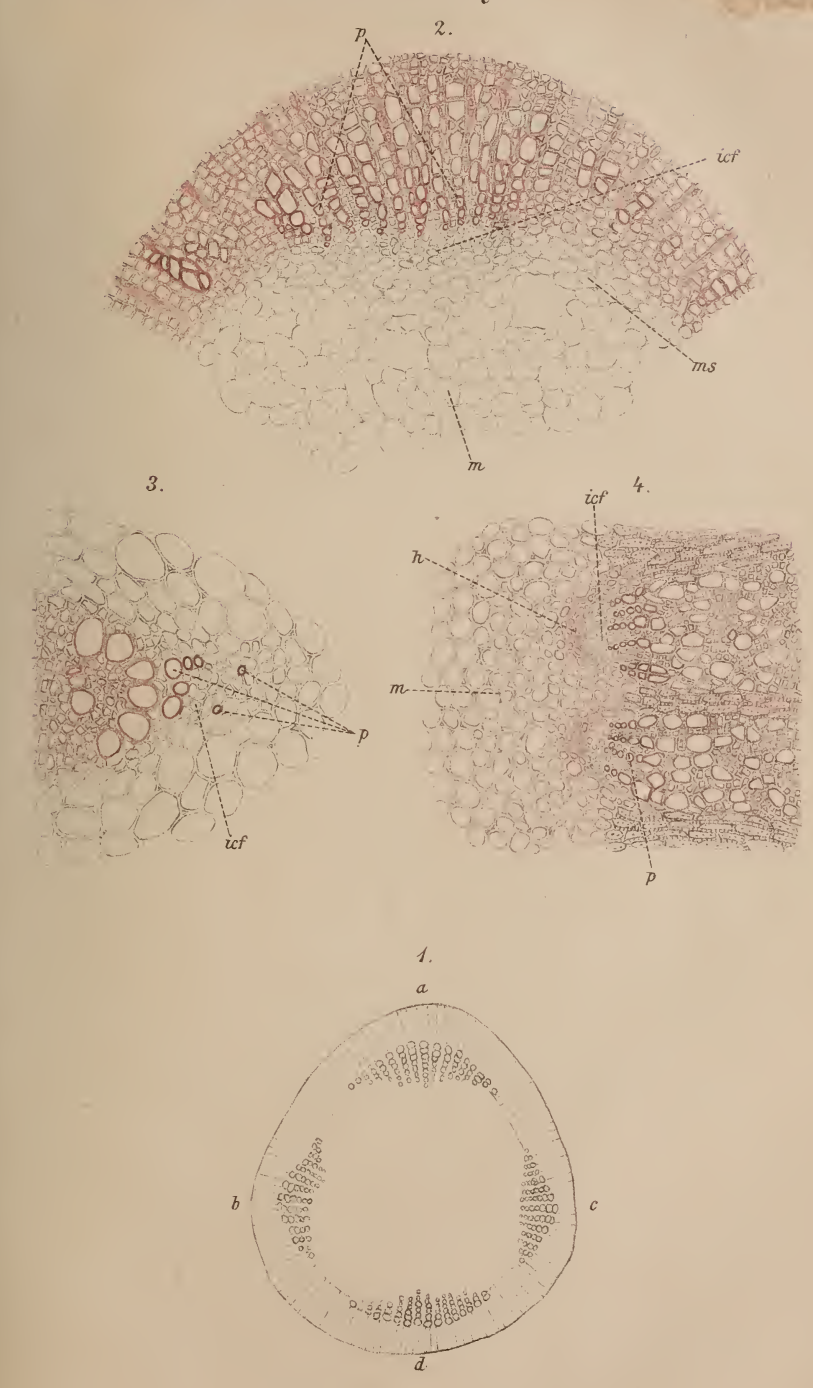
Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch den oberen Theil eines Internodiums von *Tilia*; die Theile *a, b, c, d* bestehen aus längeren Protoxylemstrahlen, zwischen und vor welchen das intraxyläre Cambiform sich befindet, das als scheinbare Fortsetzung des Markes zwischen das Xylem eingreift, *a* entspricht der Medianspur, *b* und *c* den



Autor delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien, VII Bez.





Autor delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien, VII Bez.



Lateralspuren des nächsten Blattes, *d* den Fortsetzungen der Spuren aus dem oberen Internodium; an den 4 mit *a, b, c, d* wechselnden Stellen, dem Succedanholz, grenzt sich das Xylem scharf gegen das Mark ab.

Fig. 2. Theil eines Querschnittes von *Tilia*, entsprechend dem Theile *a* der Fig. 1, nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure, Vergr. c. 100, (*m*) das Mark mit Schleimgängen und resorbirten Zellgruppen, (*ms*) die schwach ausgeprägte, unverholzte Markscheide, zwischen den Protoxylemkeilen (*p*) das intraxyläre Cambiform *icf*.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Spurstrang von *Aristolochia Sipho* nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure; Vergr. c. 100, *p* Protoxylem, *icf* intraxyläres Cambiform.

Fig. 4. Theil eines Querschnittes durch ein unausgewachsenes Internodium von *Fagus silvatica*, nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure, Vergr. c. 100, *m* Mark, *h* halbmondförmige Gruppen hartbastähnlicher Faserzellen (Markkrone), *p* Protoxylem, *icf* intraxyläres Cambiform.
